

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky**

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Bakalářská práce

Hybridizace v rámci rodu *Sorbus* na území střední Evropy

Hybridization within genus *Sorbus* in Central Europe

Klára Ondříčková

Školitel: Mgr. Tomáš Urfus, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci vypracovala samostatně a že jsem uvedla veškeré informační zdroje a literaturu. Tato práce ani žádná její část nebyla použita k získání jiného akademického titulu.

V Praze, 13. 5. 2016

Klára Ondříčková

Poděkování:

Především bych chtěla poděkovat svému školiteli Mgr. Tomáši Urfusovi, Ph.D. za nekonečnou podporu, optimismus a cenné rady při zpracování mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině, přátelům a sorbusové skupině za podporu, bez níž by tato práce nemohla vzniknout.

Abstrakt

Rod *Sorbus* je velmi komplikovanou skupinou. Díky mikroevolučním procesům jako je mezidruhovná hybridizace, polyploidizace a apomixie vzniká velké množství geneticky odlišných linií. Křížením základních druhů (*S. aria* agg., *S. torminalis*, *S. aucuparia*, *S. chamaemespilus*) vznikají hybridogenní skupiny jejichž speciace je často spojena právě s polyploidizací a vznikem apomixie, často pouze fakultativní. Dalším pozorovaným způsobem rozmnožování je vegetativní hřížení. V celé skupině je velká morfologická variabilita a taxonomická kategorizace některých skupin není dořešená. Práce také obsahuje stručný úvod ke skupině *Sorbus sudetica* agg., jehož zástupce *S. sudetica* je endemitem Krkonoš. Na závěr jsou uvedeny současné výsledky a používané metody k navazující diplomové práci.

Klíčová slova: *Sorbus*, hybridizace, polyploidizace, apomixie, *Sorbus sudetica*, experimentální křížení

Abstract

The genus *Sorbus* is a very complicated group. Thanks to mikroevolutionary processes such as interspecific hybridization, polyploidy and apomixis produce large quantities of genetically distinct lineages. Hybridization between basic species (*S. aria* agg., *S. torminalis*, *S. aucuparia*, *S. chamaemespilus*) formed hybridogenous group which speciation is often associated with just polyploidy and apomixis formation, often only optional. Another type of reproduction is observed vegetative layering. The whole group is morphological very variable and taxonomic categorization of certain groups is not solved yet. The work also includes an introduction to the group *Sorbus sudetica* agg., which representative *S. sudetica* is endemic to Giant Mountains. At the end there are the current results and the methods that will be used for the master's thesis.

Keywords: *Sorbus*, hybridization, polyploidy, apomixis, *Sorbus sudetica*, experimental hybridization

Obsah

Úvod	1
Rod <i>Sorbus</i>	2
Zařazení do systému.....	2
Ekologie a morfologie.....	2
Geografické rozšíření	3
Členění rodu	3
Druhový koncept.....	5
Hybridizace.....	7
Obecně.....	7
Stabilizace – hybridní speciace.....	7
V rodu <i>Sorbus</i>	8
Polyploidizace	10
Obecně.....	10
Polyploidie rostlin.....	11
Vlastnosti	11
Stabilizace – polyploidní speciace.....	12
V rodu <i>Sorbus</i>	12
Apomixie	13
Obecně.....	13
V rodu <i>Sorbus</i>	14
<i>Sorbus sudetica</i> agg.	15
<i>Sorbus sudetica</i> (TAUSCH) Bluff et al.	15
Navazující diplomová práce.....	16
Metodika.....	16

Experimentální hybridizace.....	16
Průtoková cytometrie	16
Výsledky	17
Závěr	18
Seznam použité literatury	19
Příloha 1.....	22
Příloha 2.....	23

Úvod

Jeřáby (*Sorbus* L.) jsou dřeviny rozšířené v mírném pásu severní polokoule. (Rich et al. 2010) Nejčastěji je tento rod členěn do pěti skupin (obvykle hodnocených na úrovni podrodů nebo rodů): *Sorbus*, *Aria*, *Torminaria*, *Cormus*, *Chamaemespilus*. (Kovanda 1961, Rich et al. 2010) Kromě základních druhů se rozlišují agregáty hybridogenních druhů na základě rodičovské kombinace: *S. latifolia* agg. (*S. aria* agg. × *S. torminalis*), *S. hybrida* agg. (*S. aria* agg. × *S. aucuparia*) a *S. sudetica* agg. (*S. aria* agg. × *S. chamaemespilus*). (Kovanda 1999) Toto dělení však neumožňuje zařazení všech známých trihybridních druhů např. *S. intermedia* a dalších složitějších hybridů. Bernátová a Májovský (2003) tedy navrhli doplnění nově definovaných hybridogenních podrodů (*Soraria*, *Tormaria*, *Chamaespilaria*, *Chamsoraria*).

Je zřejmé, že rod *Sorbus* patří k taxonomicky složitým skupinám. Tato komplikovanost je způsobena mikroevolučními procesy jako je mezidruhovú hybridizace spojená s polyploidizací a vznikem apomixie. (Kovanda 1961) Vzniklé hybridogenní linie jsou často fakultativními apomikty, tzn. kromě apomixie si ponechávají schopnost rozmnožovat se sexuálně. (např. Whitton et al. 2008). Známe je také vegetativní hřížení a to u *S. sudetica*, jeho rodičovských druhů (*S. aria* a *S. chamaemespilus*), *S. hybrida* a *S. danubialis*. (Kociánová et al. 2005, Bílá 2015)

Tato práce si klade za cíl shrnout dosavadní poznatky o hybridizaci a spojených mikroevolučních procesech v rámci rodu *Sorbus* a stručně uvést *Sorbus sudetica* agg., kterému bude věnována větší pozornost při zpracování navazující diplomové práce.

Rod *Sorbus*

Zařazení do systému

Rod *Sorbus* L. je řazen do čeledi Rosaceae, podčeledi Maloideae. Je příbuzný rodu *Cotoneaster* a tvoří s ním sesterskou větev k jabloním (*Malus*) a hrušním (*Pyrus*). Z důvodu hybridního původu tohoto rodu je určení vnitřních fylogenetických vztahů v rodu *Sorbus* velmi obtížné. Na základě výzkumu flavoidů se je pokusili určit Challice a Kovanda (1978, Campbell 1995, Verbylaite et al. 2006).

Ekologie a morfologie

Převážná většina druhů v rodu *Sorbus* jsou světlomilné dlouhověké dřeviny. Zastínění utlumuje růst i kvetení. (Rich et al. 2010) V Česku jsou nejrozšířenější v termofytiku a mezofytiku. (Kovanda 1999)

Jeřáby (*Sorbus* L.) jsou dřeviny, stromy i keře. Jejich květy jsou pentametrické, pravidelné, cyklické, oboupohlavné (hermafroditické) a různobalné (heterochlamydní). Korunní lístky bývají bílé, nažloutlé nebo narůžovělé. Jejich květenstvím je chocholičnatá lata (viz Obr. 1). Listy jeřábů jsou jednoduché nebo lichozpeřené a mají vyvinuté palisty, které zasychají při rozkvětu. Plody jsou malvice variabilní barvy, velikosti, tvaru i struktury endokarpu dle druhu. (Kovanda 1959, 2002; Lepší et al. 2015)



Obr. 1: Rozvité květenství *S. danubialis* – bílé-nažloutlé korunní lístky; chocholičnatá lata.

Geografické rozšíření

Jeřáby jsou rozšířené převážně po mírném pásu severní polokoule. Centrem vývoje celé podčeledi Maloideae je pravděpodobně Asie, kde se nachází nejvíce pohlavně se rozmnožujících druhů. V současné době je centrum diverzity zejména díky apomiktickým druhům v Evropě. (Kovanda 1959, Meusel et al. 1965, Warburg and Kárpáti 1968, Kutzelnigg 1994)

Členění rodu

Taxonomie v rodu *Sorbus* je velmi komplikovaná. Vedle základních druhů se už od minulého století popisuje v celé Evropě velké množství nových hybridogenních mikrospecií (hlavně ve Velké Británii a střední Evropě). Dřívější výzkumy a regionální taxonomická pojetí jsou často zpochybňovány biosystematickým přístupem, který se zakládá na moderních metodách (průtoková cytometrie, mnohorozměrná morfologická analýza, molekulární metody). (Mikoláš 2003, Bernátová and Májovský 2003, Robertson and Sydes 2006, Rich et al. 2009, Lepší et al. 2015)

V rodu *Sorbus* je tradičně rozlišováno pět skupin (obvykle hodnoceny na úrovni rodů nebo podrodů): *Sorbus*, *Aria*, *Torminaria*, *Cormus*, *Chamaemespilus*. (Kovanda 1961, Rich et al. 2010) Některá pojetí vymezují ještě šestou skupinu, *Micromeles*, v níž jsou zastoupeny pouze asijské druhy. (Gabrielian 1978, podle Aldasoro et al. 2004) Kromě asijské skupiny nemá v České republice své zástupce pouze podrod *Chamaemespilus*. Nejbližší výskyt druhu této skupiny (*S. chamaemespilus* (L.), jeřáb mišpulka) je v Karpatech a Alpách. (Warburg and Kárpáti 1968, Májovský 1992, Kutzelnigg 1994)

Vedle základních druhů rodu *Sorbus* jsou definovány hybridogenní druhy, které se dále rozdělují do skupin podle kombinace rodičovských druhů, ze které vznikly. Jsou to *S. latifolia* agg. (*S. aria* agg. × *S. torminalis*), *S. hybrida* agg. (*S. aria* agg. × *S. aucuparia*) některými autory označován (Nelson-Jones et al. 2002) jako *S. anglica* agg. a *S. sudetica* agg. (*S. aria* agg. × *S. chamaemespilus*). V tomto systému není zahrnutý *S. intermedia* stejně jako další trihybridi (např. západokarpatské *S. montisalpe*, *S. pekarovae*, *S. diversicolor* atd.). (Kovanda 1999, Nelson-Jones et al. 2002, Bernátová and Májovský 2003)

Rod *Sorbus*

Speciální roli má v celém rodu *Sorbus* sběrná skupina *S. aria* agg., jejíž zástupci jsou vždy jedním z rodičů hybridogenních linií. (Nelson-Jones et al. 2002)

Odlišné pojetí rozdělení hybridogenních druhů vytvořili Májovský a Bernátová (2001). Navrhli rozřídění do čtyř nově definovaných hybridogenních podrodů: *Soraria*, *Tormaria*, *Chamaespilaria*, *Chamsoraria*. Názvy skupin jsou odvozené z názvů podrodů, jež se účastní vzniku nových hybridogenních druhů. Je z nich jasné speciální postavení *S. aria* agg., který je hlavním hybatelem hybridizace. (Májovský and Bernátová 2001)

Druhový koncept

Taxonomické pojetí v rodu *Sorbus* je velice problematické, podobně jako ve všech apomiktických rodech. Častá mezidruhovná hybridizace, polyploidizace a apomixie (tj. retikulátní evoluce) definování druhu značně komplikují. (Kovanda 1961)

Příkladem jedné z nejkomplicovanějších taxonomických skupin střední Evropy je rod *Rubus* L. (ostružiník). Velká morfologická variabilita jedinců způsobená kombinací fakultativní apomixie a reakcí na prostředí přispěla k vytvoření arbitrárně stanovených pravidel pro udělení druhového statusu. Jasně danou kombinaci morfologických znaků doplňuje minimální rozloha areálu. Rozšíření v nejdelším směru menší než 20 km vymezuje pouze lokální typy. Velikost areálu mezi 20 a 350 km určuje regionální druhy, což jsou už rovnocenné druhy z taxonomického hlediska. Je-li areál morfologicky definované skupiny jedinců větší než 350 km, pak bezpochyby může být tato linie popsána jako nový druh. (Holub, 1995)



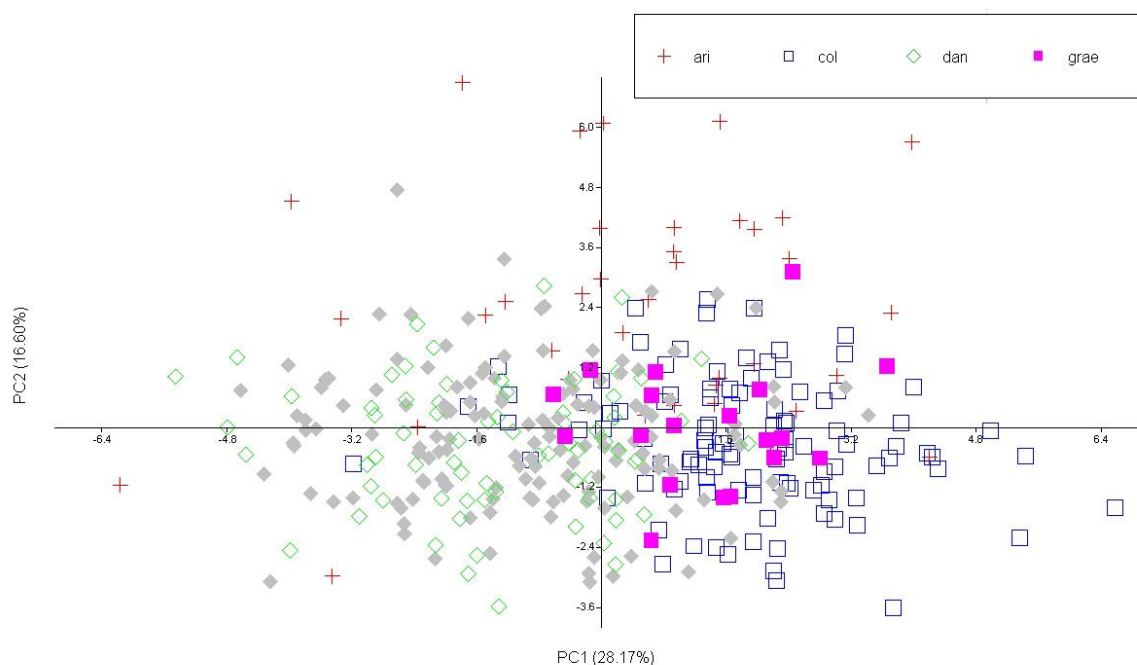
Obr. 2: Ukázka veliké morfologické variability listů druhu *Sorbus danubialis*

V rodu *Sorbus* je kromě základních druhů popisováno velké množství hybridogenních taxonů, které kombinují znaky základních druhů. Mají jasně dané areály, ale jejich velikost není na rozdíl od výše zmiňovaného taxonomického pravidla v rodu *Rubus* určujícím znakem k vymezení nového druhu. Proto se často na druhové úrovni popisují i lokální stenoendemity. Sexuální (popř. fakultativně apomiktické) druhy (např. diploidní *Sorbus aria*) vykazují i v rámci jedné populace velkou morfologickou plasticitu. Ilustruje jí příklad *S. danubialis* (viz Obr. 2 a Obr. 3). Naopak triploidní zástupci

Druhový koncept

hybridogenních apomiktických skupin vyčnívají svou minimální morfologickou variabilitou, která je pouze fenotypovou plasticitou jediného genotypu.

V posledních letech se díky molekulárním metodám, průtokové cytometrii a mnohorozměrné morfologické analýze daří revidovat často chybné závěry předchozích studií (Campbell and Dickinson 1990; Kovanda 1999; Bernátová and Májovský 2003; Lepší et al. 2008; Lepší et al. 2015).



Obr. 3: Ordinační diagram (morfometrie se skupinami na základě analýzy mikrosatelitů) se zahrnutím jedinců široce rozšířených druhů ve střední Evropě: diploidní *S. aria* s.str. a tetraploidní *S. collina*, *S. danubialis* a *S. graeca* ; šedé kosočtverce představují jeden klon (genotyp) *S. danubialis*. První dvě osy vysvětlují 28,17% a 16,60% variability. (převzato z Bílá 2015)

Hybridizace

Obecně

Při hybridizaci dochází ke splynutí gamet dvou různých rodičovských druhů. Rostliny, u nichž byla pozorována mezidruhovú hybridizace, bývají většinou vytrvalé, allogamní a zároveň schopné rozmnožovat se nepohlavně. (Ellstrand et al. 1996)

Mezidruhovú hybridizace probíhá v tzv. hybridní zóně. Její velikost a souměrnost je ovlivněna mnoha faktory jako odlišná kompatibilita alel sousedních druhů, klimatické a geografické podmínky, rozdílné migrační aktivity nebo reprodukční bariéry rodičovských druhů. (Flegr 2009)

Speciálním typem hybridizace je introgrese. Jedná se o jev, kdy se geny jednoho druhu po opakovaném mezidruhovém a následném zpětném křížení rozptýlí v genomu druhého druhu. (Briggs and Walters 2001).

Vzniklé hybridní linie stejných rodičovských druhů mohou být morfologicky odlišné a určované jako různé druhy. Je tomu tak proto, že k hybridizaci a následnému oddělení nového druhu může docházet opakovaně bez ohledu na místo a čas. (Hegarty and Hiscock 2005)

Stabilizace – hybridní speciace

Vzniká-li nový druh v přítomnosti rodičovských druhů, může hybridizace při tomto procesu hrát důležitou roli. (Briggs and Walters 2001)

Stabilizace hybridní linie je možná tehdy, když vznikne izolační bariéra mezi právě vznikající hybridní linií a mateřským druhem. Rozlišujeme dvě kategorie takových bariér. Prvními, které zabraňují oplodnění, jsou prezygotické – ekologické, fenologické a etologické, gametická kompetice a inkompatibilita. Druhé postzygotické snižují životaschopnost a plodnost zygot hybridu nebo dalších generací. (Rieseberg and Carney 1998)

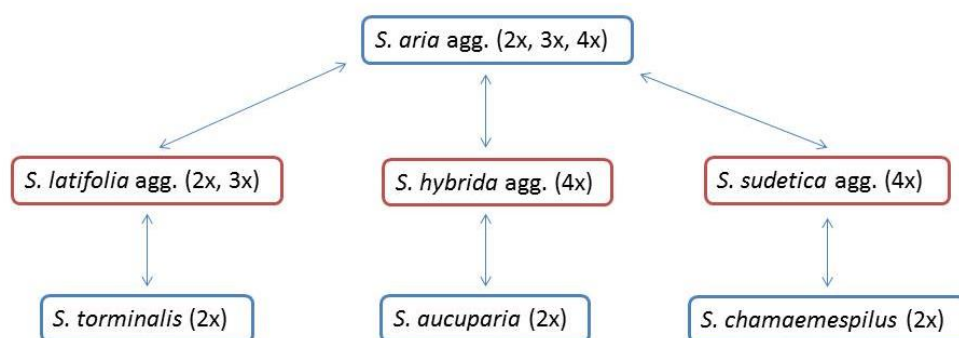
Má-li vzniklý kříženec stejnou ploidii jako jeho rodičovská druhy, hovoříme o homoploidní hybridní speciaci. (Rieseberg and Wills 2007) Chromozomy hybrida jsou tedy z odlišných rodičovských genomů a při meióze se špatně párují. Tím pádem bývá takový hybrid většinou neplodný. (Briggs and Walters 2001) Je-li alespoň z části plodný, vybuduje si bariéru proti křížení s rodičem a oddělí se nový druh. (Rieseberg and Wills 2007) Problém s nekompatibilními chromozomy v genomu řeší homoploidní hybridi polyploidizací, vznikem allopolyploida. (Hegarty and Hiscock 2005)

Má-li nově vzniklý hybrid okamžitě rozdílnou ploidii než jeho rodičovské druhy, hovoříme o allopolyploidní hybridní speciaci. Dochází k ní při křížení polyploidního a mateřského diploidního jedince. Zygota vznikne splynutím diploidní a haploidní gamety. Vznikne triploidní zpětný hybrid, který netvoří redukované gamety a je tedy neplodný. (Hegarty and Hiscock 2005, Rieseberg and Wills 2007, Flegr 2009)

V rodu *Sorbus*

Stejně jako v celé čeledi Rosaceae resp. podčeledi Maloideae je u rodu *Sorbus* hybridizace častá. U Maloideae se setkáváme kromě vnitrorodové také s meziorodovou hybridizací, což zjevně souvisí s předpokládaným hybridogenním charakterem celé podčeledi (např. Evans and Cambell 2002)

S. aria agg. hraje v mezidruhově hybridizaci v rámci celého rodu zvláštní úlohu. U dosud známých křížení jsou jeho zástupci rodičovským druhem. Kříží se se *S. torminalis*, *S. chamaemespilus* a *S. aucuparia*, které se mezi sebou vzájemně nekříží (graficky znázorněno na Obr. 4). U druhu *S. domestica* není mezidruhově hybridizace známá. (Kovanda 1961, 1999; Warburg and Karpáti 1968)



Obr. 4: Schéma vztahů základních (modře orámované) a hybridogenních (červeně orámované) skupin v rodu *Sorbus*. Zvláštní je postavení skupiny *S. aria* agg., jejíž jedinci jsou vždy jedním z rodičovských druhů nově vznikajících hybridogenních linií.

Jsou rozlišovány dvě skupiny kříženců, primární hybridy a hybridogenní druhy.

Primární hybridy (F1 generace) jsou s velkou pravděpodobností evolučně nevýznamní. Jejich nezastupitelná role v populacích je nepopiratelná v oblasti morfologické variability, což znesnadňuje již tak komplikované určování. Rostou vzácně jako jedinci v přítomnosti svých rodičovských druhů a jsou převážně neplodní. (Kovanda 1999)

Druhou vymezovanou skupinou jsou hybridogenní druhy často hodnocené na úrovni mikrospecie. Díky apomiktickému způsobu rozmnožování tvoří dobře morfologicky odlišitelné populace s minimální morfologickou variabilitou. Jejich areály bývají malé, často jednotlivé lokality. Jedná se o evolučně mladé skupiny, tzv. neoedemity. Není výjimkou, že v současnosti rostou bez přítomnosti svých rodičovských druhů a z pravidla bývají plodné. (Kovanda 1999)

Polyploidizace

Obecně

Situaci, kdy se nachází v somatických buňkách $3\times$ a více znásobená chromozomová sada, nazýváme polyploidii. (Stebbins 1971) V rostlinné říši je to jev velice častý a je považován za jeden z hlavních hybatelů evoluce. Podle počtu přítomných chromozomových sad hovoříme o triploidii, tetraploidii, pentaploidii atd. (Suda 2009)

Dalším úrovní kategorizace polyploidů je rozdělení podle povahy jejich vzniku na autopolyploidy a allopolyploidy. Autopolyploidy jsou odvozeny z genomu jediného druhu. Oproti tomu allopolyploidy kombinují rodičovské genomy alespoň dvou rozdílných druhů. K jejich vzniku tedy jistě přispěla mezidruhov故事á hybridizace. (Briggs and Walters 2001, Hegarty and Hiscock 2008)

Život je z velké části polyploidní fenomén. Většina hlavních hospodářsky významných plodin je polyploidní. Ze statistik celosvětové zemědělské produkce vyplývá, že přes 80% rozlohy orné půdy je využíváno k pěstování polyploidních plodin. (Suda 2009)

Současné studie usuzují, že všechny krytosemenné rostliny prošly někdy v minulosti polyploidizačním procesem a to i ty, které se dnes chovají jako diploidní. Existuje pouze jedna jediná výjimka a tou je úplně nejbazálnější kvetoucí rostlina *Amborella trichopoda* z čeledi Amborellaceae (viz Obr. 5). Podrobné analýzy jejího genomu zatím žádnou duplikaci neodhalily. (Soltis et al. 2009)



Obr. 5: *Amborella trichopoda* z čeledi Amborellaceae je nejbazálnější kvetoucí rostlina, která jako jediná nikdy v minulosti neprošla polyploidizačním procesem. (převzato z webu: Zona 2011)

Polyplodie je jev známý u různých eukaryotických organismů. Například u obratlovců jsou známy poměrně časté případy u ryb a obojživelníků. Senzací zůstává nečekaný objev dvou polyplodních hlodavců učiněný v Argentině. Díky němu bylo popřeno mínění, že polyplodie je u savců nutně letální. (Gallardo et al. 1999, Chen 2007, Suda 2009)

Polyplodie rostlin

Vznik polyplodie rostlin může být zapříčiněn třemi různými procesy.

Prvním z nich je somatická genomová duplikace. V takovém případě zůstanou chromozomy při meióze pouze v jedné dceřiné buňce a nerozejdou se do obou. Takovou změnu může vyvolat tepelný šok. Experimentálně bývá taková změna vyvolána kolchicinem.

Další variantou vzniku polyplodie je triploidní most. Mezi výsledným tetraploidním potomkem a původním diploidním rodičem vzniká triploidní jedinec. Konkrétně splynutím neredukované ($2n$) a redukované ($1n$) gamety. Takový triploidní jedinci bývají většinou sterilní. Občas může vytvořit neredukované gamety ($3n$), které po splynutí s redukovanou gametou ($1n$) diploidního rodičovského druhu vytvoří stabilního tetraploida.

Nejčastějším procesem dávající vzniknout polyplodním rostlinám je spojení neredukovaných gamet. Jejich vznik lze připsat chybějícímu prvnímu redukčnímu dělení v meióze. (Ramsey and Schemske 1998, Briggs and Walters 2001, Rieseberg and Willis 2007, Flegr 2009)

Vlastnosti

U autopolyplodů se při meióze mezi sebou může párovat tři a více odpovídajících chromozomů. Vznikají díky tomu univalenty, bivalenty a multivalenty a z toho vyplývá, že rozdělení do dceřiných buněk často nebývá rovnoměrné. Takto vzniklé gamety jsou tedy nevyvážené a kvůli tomu často sterilní. Naopak u allopolyplodů každý chromozóm má právě jeden do páru. Vzniká tedy pouze standardní počet bivalentů. (Briggs and Walters 2001)

Polyploidizace

Obecnou vlastností polyploidních rostlin bývá nárůst velikosti buněk. Ne vždy to musí znamenat celkově větší habitus. Změny velikosti povrchu a objemu vedou ke změně rychlosti metabolických procesů, často vedoucí ke zpomalení ontogenetických procesů a pozdějšímu kvetení. Dál se také ukazuje, že polyploidie ovlivňuje způsob reprodukce. Je častější samoopylení a často se objevuje apomixie.

Ekologické nároky polyploidů se obvykle liší od nároků jejich rodičovských druhů. Nemusí tedy mezi nimi docházet ke kompetici. Polyploidní jedinci se často vyskytují v extrémnějších podmínkách. (Suda 2009, Hanušová 2014)

Stabilizace – polyploidní speciace

Než se polyploidní jedinec stane stabilní linií, musí překonat nejednu bariéru. To je možné díky dlouhému životnímu cyklu a schopnosti vegetativně se rozmnožovat. Důsledkem polyploidizace může být také změna reprodukčního způsobu od allogamie k autogamii. Stabilizace polyploidní linie je označována jako polyploidní speciace, která je řazena do kategorie saltačních a sympatrických mechanismů. Mnohdy vznikají polyploidní druhy opakovaně bez závislosti na místě z rozdílných rodičů. (Briggs and Walters 2001)

V rodu Sorbus

Základním chromozomovým číslem rodu *Sorbus* je $x=17$, stejně jako celé podčeledi Maloideae. (Campbell et al. 1995) Polyploidizace je stejně jako hybridizace u jeřábů hojným jevem. Hybridogenní druhy jsou allopolyploidy. Nepříliš častou výjimkou jsou někteří diploidní jedinci *S. latifolia* z Velké Británie a Francie. (Bailey et al. 2008)

V České republice jsou známi triploidi, tertaploidi a velmi výjimečně i pentaploidi. (Vít 2006, Lepší et al. 2008, 2009; Vít et al. 2012, Lepší et al. 2015, Ufrus ústní sdělení)

Apomixie

Obecně

Způsoby rozmnožování rostlin můžeme rozdělit na sexuální a asexuální (nepohlavní). Nepohlavní rozmnožování rostlin můžeme dále rozdělit na vegetativní rozmnožování (šlahouny, viviparie, hřížení apod.) a apomixii, které existuje mnoho typů. Rostliny často různé způsoby kombinují. Díky této schopnosti mohou rostliny reagovat na změny prostředí. (Briggs and Walters 2001, Richards 2003)

Při apomixii vzniká semeno bez oplození vajíčka. Je známo několik možných způsobů, jak k tomuto jevu může dojít. V prvním možném případě, který se nazývá sporofytická apomixie, vznikne embryo ze somatické buňky vajíčka. Při gametofytické apomixii se ve vajíčku vyvine neredukovaný zárodečný vak. Vznikne-li z neredukované megasporu, hovoří se o diplosporní apomixii. V případě vzniku ze somatické buňky vajíčka se jedná o aposporní apomixii. Další variantou je haploidní partenogeneze. Jedná se o samostatný vývoj embrya z redukované vaječné buňky. (Jankun and Kovanda 1986, Krahulcová and Krahulec 2000)

Přechod od pohlavního rozmnožování k apomoxii může probíhat několika způsoby, vždy ale ve třech fázích. Nejprve je přerušena meióza a vystřídá ji aposporie nebo diplosporie. Dalším krokem je partenogeneze (vývoj embrya bez oplození) a na závěr vytvoření funkčního endospermu. Obvykle k této změně dochází jen u samičího reprodukčního mechanismu a vznik samčích gamet meiózou není porušen. (Grimanelli et al. 2001)

Většina apomiktických rostlin si kromě nově získané možnosti apomixie ponechává i částečnou schopnost sexuálního rozmnožování. V takovém případě hovoříme o fakultativních apomiktech. Možnost souběžného pohlavního rozmnožování i vzniku redukovaného zárodečného vaku je u sporofytických a aposporních apomiktů. Naopak obligátní apomixie, tedy možnost rozmnožování jen nepohlavně je známá u diplosporních apomiktů (např. rod *Alchemilla*). (Asker and Jerling 1992, Whitton et al. 2008)

Hlavním přínosem apomixie pro rostlinu je schopnost zachovat si výhodný genotyp v nezměněné podobě pro další generace. To je ovšem současně i nevýhodou, protože to nevyhnutelně vede k extrémnímu snížení variability. Apomixie je často provázena polyploidizací a hybridizací. Díky tomu se odstraní negativní vliv recesivních mutací. (Briggs and Walters 2001, Richards 2003)

V rodu Sorbus

Jeřáby se vyznačují širokou škálou reprodukčních způsobů. Stejně je tomu u ostatních rodů podčeledi Maloideae. (Dickinson and Campbell 1991) Základní druhy bývají většinou cizosprašné. U některých byla výjimečně pozorována samosprašnost. Dále je znám tzv. mentor efekt. Jedná se o případ, kdy je pro indukci samoopylení nutný cizí pyl na blizně. (Richards 2003)

U našich hybridogenních druhů byla velmi výjimečně pozorována diplosporie (u *S. bohemica*), haploidní partenogeneze (u *S. sudetica*) a polyembryonie (u *S. bohemica* a *S. sudetica*). (Jankun and Kovanda 1986, 1987).

Dalším pozorovaným typem nepohlavního rozmnožování jeřábů je vegetativní hřížení. Bylo pozorováno u *S. sudetica* a také u jeho rodičovských druhů *S. aria* a *S. chamaemespilus*. Několik případů je známo také u *S. hardegensis* a z nedávné doby také u *S. danubialis* (viz Obr. 6). Jedná se však o spíše výjimečný jev. (Kovanda 1999, Kociánová et al. 2005, Bílá 2015)

Nejčastějším typem nepohlavního rozmnožování v rodu *Sorbus* je tedy apomixie, nejčastěji gametofytická aposporní apomixie s nezbytností oplodnění endospermu (pseudogamií). (Liljefors 1953, 1955)



Obr. 6: Vegetativní hřížení - zakořeněná větev *S. danubialis* z lokality Ostrý u Milešova v Českém Středohoří. (převzato z Bílá 2015)

***Sorbus sudetica* agg.**

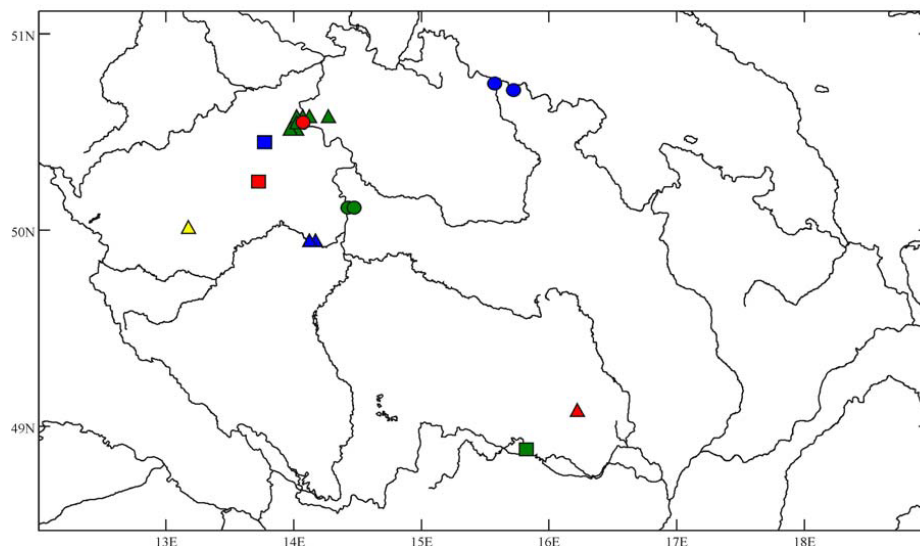
Rodičovskou kombinací hybridogenní skupiny *Sorbus sudetica* agg. Je *S. aria* agg. × *S. chamaemespilus*. Naším jediným známým zástupcem tohoto agregátu je *S. sudetica*. (Kovanda 1999) Dalšími druhy patřícími pravděpodobně do tohoto agregátu jsou např. alpský *S. ambigua* nebo západokarpatské *S. haljamovae* a *S. zuzanae*. (Kutzelnigg 1994, Bernátová et Májovský 2003)

***Sorbus sudetica* (TAUSCH) Bluff et al.**

Mezi rodičovskými druhy *S. sudetica*, panonským lesostepním *S. aria* a subalpínským *S. chamaemespilus*, došlo k hybridizaci pravděpodobně před více než 10 000 lety. Oba rodičovské druhy se v jeho okolí již nevyskytují. (Kovanda 1965)

Jeřáb sudetský je prvním popsáním českým endemickým jeřábem. Byl odlišen a popsán pod jménem *Pyrus sudetica* (hrušň sudetská) J. F. Tauschem již v roce 1834. Vyskytuje ve třech formách – keřovité lavinové, keřovité zástinové a stromové. Základními determinačními znaky jsou krátce řapíkaté, obvejčité a mírně pilovité listy. (Kociánová et al. 2005, Vít 2006)

Je doložen výskyt přibližně 150 jedinců na několika málo lokalitách území Krkonoš (viz Obr. 7). Jedná se často o stanoviště v prudkých svazích, lavinových drahách. (Kociánová and Šustrová 1986, Kovanda 1999, Kociánová et al. 2005, Vít 2006)



Obr. 7: Geografická distribuce hybridogenních druhů rodu *Sorbus* v ČR. Modrý bod – *S. sudetica* (převzato z Vít 2006)

Navazující diplomová práce

Navazující diplomová práce bude zaměřena na studium mikroevolučních procesů v rodu *Sorbus*. Cílem bude metodou experimentálního křížení a následné analýzy vzniklých semen zjistit možné kombinace jednotlivých druhů a jejich reprodukční způsoby. Takto zjištěné výsledky budou dále porovnány s dosud udávanými výsledky molekulárních analýz.

Metodika

K řešení budou použity následující metody.

Experimentální hybridizace

Cílem této metody je vyprodukovat kontrolovaně opylené plody, resp. semena. Ještě před rozkvetem se u vybraných jedinců pomocí sáčků z monofilu zakryjí květenství. Po rozkvetu je část použita jako donor pylu pro druhou skupinu zakrytých dalšího druhu a takto opylená květenství jsou opět izolována (viz Obr. 8). Vzniklá plodenství jsou sbírána a semena dále analyzována.



Obr. 8: Plodenství zakryté sáčkem z monofilu po experimentální hybridizaci prováděné na několika plochách v Dendrologické zahradě.

Průtoková cytometrie

Metodou průtokové cytometrie lze měřit a analyzovat optické vlastnosti buněk nebo jader, které proudí v úzkém proudu a jsou prosvětlována silným paprskem excitačního záření, nejčastěji laserovým. (Shapiro 2004).

Mimo jiné je touto metodou prováděna analýza semen (FCSS: Flow Cytometric Seed Screen). Získáme informaci o ploidii embrya a endospermu a na základě jejich poměru můžeme odvodit, jakým reprodukčním způsobem vzniklo semeno. (Matzk et al. 2000)

Výsledky

V uplynulé sezóně bylo uskutečněno přibližně 400 analýz semen malvic jeřábů vzniklých experimentálním křížením ve 14 různých kombinacích rodičovských druhů (viz Příloha 1). Tento experiment probíhá ve spolupráci s Botanickým ústavem AVČR a Výzkumným ústavem Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví na několika plochách na území Průhonického parku.

Analýza semen byla uskutečněna v laboratoři průtokové cytometrie PřF UK standardním postupem. (Doležel et al. 2007) Bylo použito fluorescenční barvivo DAPI a jako standard *Bellis perennis* a *Carex acutiformis*. Z těchto analýz byla určena ploidie embrya a endospermu a odvozeny reprodukční způsoby vzniku semen. Ukázky histogramů jsou v Příloze 2.

Dále bylo určeno procentuální zastoupení sexuálního a apomiktického způsobu vzniku semen (viz Příloha 1). Dle očekávání se nejvíce sexu objevilo v kombinaci *S. aria* × *S. danubialis* (přibližně 90%). Naopak u kombinací *S. danubialis* × *S. bohemica*/ *S. cuculifera*/ *S. hybrida*/ *S. sudetica*/ *S. margittaiana* a *S. cuculifera* × *S. aria* neproběhla hybridizace a semena vznikla apomikticky. Dalším pozorovaným jevem bylo samoopylení *S. sudetica*, ale analyzovaných semen bylo poměrně málo. Některá křížení již proběhla obousměrně (*S. danubialis* × *S. bohemica*; *S. danubialis* × *S. hybrida*), u dalších je to plánováno na další vegetační sezónu.

Závěr

Tato bakalářská práce shrnuje poznatky o mikroevolučních procesech a jejich uplatnění v rámci rodu *Sorbus*. Popisuje mechanismy mezidruhově hybridizace, polyploidizace a apomixie, které společně vedou k vysoké variabilitě celého rodu. Od minulého století je v celé Evropě popisováno velké množství stenoendemitních druhů. V posledních letech se navíc díky moderním metodám daří revidovat často chybné závěry předchozích studií. Zvláštní pozornost je věnována právě hybridogenním liniím vzniklým křížením základních druhů *S. aria* agg. se *S. torminalis*, *S. hybrida* a *S. sudetica*. Celková morfologická variabilita v kombinaci s rozmanitostí v reprodukčních strategiích vede k nejasné vnitřní taxonomii skupiny.

Dále pak práce obsahuje stručný popis *Sorbus sudetica* agg. a našeho domácího endemického druhu *Sorbus sudetica*, kterému bude věnována větší pozornost v rámci zpracovávání navazující diplomové práce.

V závěru jsou uvedené dosavadní výsledky experimentální hybridizace a následné analýzy semen vzniklých malvic. Na jejich základě se určuje možný reprodukční způsob jejich vzniku. Pokračování a rozšíření tohoto experimentu bude náplní plánované navazující diplomové práce.

Seznam použité literatury

- ALDASORO, J.J., C. AEDO, F.M. GARMENDIA, F.P. DE LA HOZ, AND C. NAVARRO. 2004. Revision of *Sorbus* subgenera *Aria* and *Torminaria* (Rosaceae-Maloideae). *Systematic Botany Monographs* 69: p.1-148.
- ASKER, S.E., AND L. JERLING. 1992. Apomixis in plants. CRC press, Boca Raton.
- BERNÁTOVÁ, D., AND J. MÁJOVSKÝ. 2003. New endemic hybridogenous species of the genus *Sorbus* in the Western carpathians. *Biologia* 58: p.781-790.
- BÍLÁ, J. 2015. Zdroje variability v *Sorbus aria* agg. Univerzita Karlova v Praze.
- BRIGGS, D., AND S.M. WALTERS. 2001. Proměnlivost a evoluce rostlin. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- CAMPBELL, C.S., AND T.A. DICKINSON. 1990. Apomixis, Patterns of Morphological Variation, and Species Concepts in subfam. Maloideae (Rosaceae). *Systematic Botany* 15: p.124-135.
- CAMPBELL, C.S., M.J. DONOGHUE, B.G. BALDWIN, AND M.F. WOJCIECHOWSKI. 1995. Phylogenetic relationships in Maloideae (Rosaceae): evidence from sequences of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA and its congruence with morphology. *American Journal of Botany* 82: p.903-918.
- DOLEŽEL, J., J. GREILHUBER, AND J. SUDA. 2007. Flow Cytometry with plant cells. Analysis of genes, chromosomes and genomes. Wiley, Weinheim.
- ELLSTRAND, N.C., R. WHITKUS, AND L.H. RIESEBERG. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: p.5090-5093.
- EVANS, R.C., AND C.S. CAMPBELL. 2002. The origin of the apple subfamily (Maloideae; Rosaceae) is clarified by DNA sequence data from duplicated GBSSI genes. *American Journal of Botany* 89: p.1478-1484.
- FLEGR, J. 2009. Evoluční biologie. Academia, Praha.
- GABRIELIAN, E.T. 1978. The genus *Sorbus* L. in Eastern Asia and the Himalayas. Armenian Academy of Sciences, Yerevan. (* cit. dle Aldasoro et al., 2004)
- GALLARDO, M.H., J.W. BICKHAM, R.L. HONEYCUTT, R.A. OJEDA, AND N. KÖHLER. 1999. Discovery of tetraploidy in a mammal. *Nature* 401: p.341.
- GRIMANELLI, D., O. LEBLANC, E. PEROTTI, AND U. GROSSNIKLAS. 2001. Developmental genetics of gametophytic apomixis. *Trends in genetics* 17: p.597-604.
- HANUŠOVÁ, K. 2014. Endemický taxon Krkonoš *Campanula bohemica*: zhodnocení rizika hybridizace s *C. rotundifolia*. Univerzita Karlova v Praze.
- HEGARTY, M. J., AND S. J. HISCOCK. 2005. Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *The New phytologist* 165: p.411-423.
- HEGARTY, M.J., AND S.J. HISCOCK. 2008. Genomic clues to the evolutionary success of polyploid plants. *Current biology* 18: p.435-444.
- HOLUB, J. 1995. *Rubus* L. In B. Slavík [ed.], Květena České republiky 4, Academia, Praha.
- CHALLICE, J., AND M. KOVANDA. 1978. Flavonoids as markers of taxonomic relationships in the genus *Sorbus* in Europe. *Preslia* 50: p.305-320.
- CHEN, Z.J. 2007. Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids. *Annual review of plant biology* 58: p.377-406.
- JANKUN, A., AND M. KOVANDA. 1986. Apomixis in *Sorbus sudetica* (Embryological studies in *Sorbus* 1). *Preslia* 58: p.7-19.

- JANKUN, A., AND M. KOVANDA. 1987. Apomixis and origin of *Sorbus bohemica* (Embryological studies in *Sorbus* 2). *Preslia* 59: p.97-116.
- KOCIÁNOVÁ, M., AND H. ŠTURSOVÁ. 1986. Revize rozšíření a ekologie jeřábu krkonošského (*Sorbus sudetica*). *Opera Corcontica* 23: p.77-110.
- KOCIÁNOVÁ, M., H. ŠTURSOVÁ, AND J. ZAHRADNÍKOVÁ. 2005. Klonální růst endemického jeřábu *Sorbus sudetica* v Krkonoších. *Opera Corcontica* 42: p.99-105.
- KOVANDA, M. 1959. Proměnlivost muku v ČSR. Univerzita Karlova v Praze.
- KOVANDA, M. 1961. Flower and fruit morphology of *Sorbus* in correlation to the taxonomy of the genus. *Preslia* 33: p.1-16.
- KOVANDA, M. 1965. Taxonomie jeřábu sudetského (*Sorbus sudetica* (Tausch) Hedl.) a otázka jeho endemismu. *Československá ochrana přírody* 2: p.47-83.
- KOVANDA, M. 1999. Jeřáby (*Sorbus*) České republiky a jejich ochrana. *Příroda* 15: p.31-47.
- KOVANDA, M. 2002. *Sorbus* L. In K. Kubát, L. Hrouda, J. Chrtek Jr, Z. Kaplan, J. Kirschner, and J. Štěpánek [eds.], Klíč ke květeně České republiky, 383-386. Academia, Praha.
- KRAHULCOVÁ, A., AND F. KRAHULEC. 2000. Offspring diversity in *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae): new cytotypes from hybridization experiments and from open pollination. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 45: p.239-255.
- KUTZELNIGG, H. 1994. *Sorbus* L. In H. J. Conert, U. Hamann, W. Schultze-Motel, and G. Wagenitz [eds.], Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Band IV, Teil 2B, 249-448. Parey, Hamburg.
- LEPŠÍ, M., P. LEPŠÍ, P. VÍT, AND P. KOUTECKÝ. 2009. *Sorbus portae-bohemicae* and *Sorbus albensis*, two new endemic apomictic species recognized based on a revision of *Sorbus bohemica*. *Preslia* 81: p.63-89.
- LEPŠÍ, M., P. VÍT, P. LEPŠÍ, K. BOUBLÍK, AND J. SUDA. 2008. *Sorbus milensis*, a new hybridogenous species from northwestern Bohemia. *Preslia* 80: p.229-244.
- LEPŠÍ, M., P. LEPŠÍ, P. KOUTECKÝ, J. BÍLÁ AND P. VÍT. 2015. Taxonomic revision of *Sorbus* subgenus *Aria* occurring in the Czech Republic. *Preslia* 87: p.109-162.
- LILJEFORS, A. 1953. Studies on propagation, embryology, and pollination in *Sorbus*. *Acta Horti Bergiani* 16: p.277-329.
- LILJEFORS, A. 1955. Cytological studies in *Sorbus*. *Acta Horti Bergiani* 17: p.47-113.
- MÁJOVSKÝ, J. 1992. *Sorbus* L. emend. Crantz. In L. Bertová [ed.], Flora Slovenska IV/3, 401-446. Veda, Bratislava.
- MÁJOVSKÝ, J., AND D. BERNÁTOVÁ. 2001. New hybridogeneous subgenera of the genus *Sorbus* L. Emend. Crantz. *Acta horticultrurae et regiotecturae* 4: p.20-21.
- MATZK, F., A. MEISTER, AND I. SCHUBERT. 2000. An efficient screen for reproductive pathways using mature seeds of monocots and dicots. *The Plant journal: for cell and molecular biology* 21: p.97-108.
- MEUSEL, H., E. JÄGER, AND E. WEINERT. 1965. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Fischer Verlag, Jena.
- MIKOLÁŠ, V. 2003. *Sorbus amici-petri* MIKOLÁŠ, a new hybridogenous species of the genus *Sorbus* s.l. from eastern Slovakia. *Thaiszia - Journal of Botany* 12: p.127-133.
- NELSON-JONES, B., D. BRIGGS, AND G. SMITH. 2002. The origin of intermediate species of the genus *Sorbus*. *Theoretical and applied genetics* 105: p.953-963.
- RAMSEY, J., AND D.W. SCHEMSKE. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual review of Ecology and Systematics* 29: p.467-501.

- RICH, T.C.G., S.A. HARRIS, AND S.J. HISCOCK. 2009a. Five new *Sorbus* (Rosaceae) taxa from the Avon Gorge, England. *Watsonia* 27: p.217-228.
- RICH, T.C.G., L. HOUSTON, A. ROBERTSON, AND M.C.F. PROCTOR. 2010. Whitebeams, Rowans and Service Trees of Britain and Ireland. A monograph of British and Irish *Sorbus* L. B.S.B.I. Handbook No. 14. Botanical Society of the British Isles, London.
- RICHARDS, A.J. 2003. Apomixis in flowering plants: an overview. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 358: p.1085-1093.
- RIESEBERG, L.H., AND S.E. CARNEY. 1998. Plant hybridization. *New Phytologist* 140: p.599-624.
- RIESEBERG, L.H., AND J.H. WILLIS. 2007. Plant Speciation. *Science* 317: p.910-914.
- ROBERTSON, A., AND C. SYDES. 2006. *Sorbus pseudomeinichii*, a new endemic *Sorbus* (Rosaceae) microspecies from Arran, Scotland. *Watsonia* 26: p.9-14.
- SHAPIRO, H. 2004. Practical flow cytometry. Wiley-Liss, New York.
- SOLTIS, D.E., V.A. ALBERT, J. LEEBENS-MACK, C.D. BELL, A.H. PATERSON, C. ZHENG, D. SANKOFF, C.W. DEPAMPHILIS, P.K. WALL, AND P. SOLTIS. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American journal of botany* 96: p.336-48.
- STEBBINS, G.L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Edward Arnold (Publishers), London.
- SUDA, J. 2009. Darwinova "odporná záhada" po 130 letech aneb souvisí polyploidie s rozmanitostí krytosemenných rostlin? *Živa* 5: p.204-208.
- VÍT, P. 2006. Variabilita endemických zástupců rodu *Sorbus* L. v ČR: morfometrické, karyologické a molekulární zhodnocení. Univerzita Karlova v Praze.
- VÍT, P., M. LEPSŠÍ, AND P. LEPSŠÍ. 2012. There is no diploid apomict among Czech *Sorbus* species: a biosystematic revision of *S. eximia* and discovery of *S. barrandienica*. *Preslia* 84: p.71-96.
- VÍT, P., AND J. SUDA. 2006. Endemické jeřáby - perly mezi českými dřevinami. *Živa* 6: p.251-255.
- VERBYLAITE, R., B. FORD-LLOYD, J. NEWBURY. 2006. The phylogeny of woody Maloideae (Rosaceae) using chloroplast *trnL-trnF* sequence data. *Bijologia* Nr.1: p60-63.
- WARBURG, E.F., AND Z.E. KÁRPÁTI. 1968. *Sorbus* L. In T. G. Tutin et al. [eds.], *Flora Europaea*, Vol.2, Rosaceae to Umbelliferae, 67-70. Cambridge University Press, Cambridge.
- WHITTON, J., C.J. SEARS, E.J. BAACK, AND S.P. OTTO. 2008. The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. *International Journal of Plant Sciences* 169: p.169-182.

Internetové odkazy:

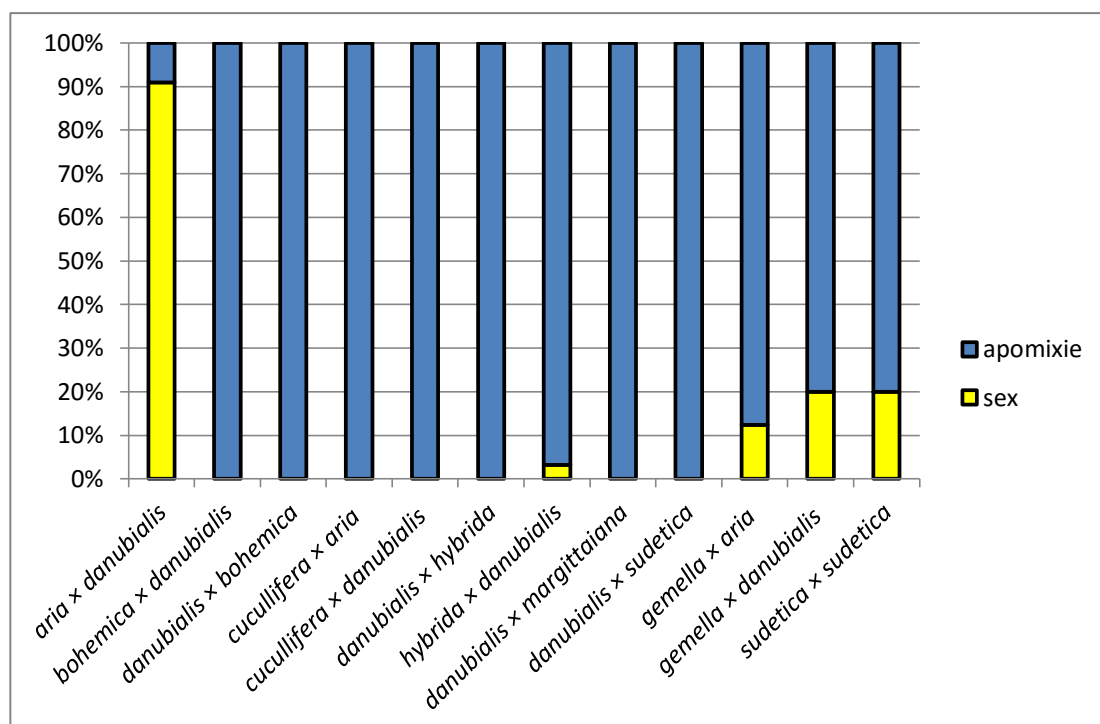
- ZONA, S. Amborella tichopoda. (online, cit. 9.5.2016). Obrázek ve formátu JPG. Dostupné z: <http://botanyphoto.botanicalgarden.ubc.ca/2011/10/amborella-trichopoda.php>

Příloha 1:

Nahoře tabulka uskutečněných experimentálních hybridizací v roce 2015. Zeleně sexuální, modře apomiktické a červeně fakultativně apomiktické druhy.

Dole graf procentuálního zastoupení sexuálního a apomiktického vzniku semen produkovaných experimentálním křížením uvedených kombinací rodičovských druhů.

hybridní kombinace (matka × otec)	ploidie (m × o)	počet semen	sexualita (%)	neredukované samčí gamety (%)
<i>aria</i> × <i>danubialis</i>	2 × 4	11	91	9
<i>bohémica</i> × <i>danubialis</i>	3 × 4	46	0	63
<i>danubialis</i> × <i>bohémica</i>	4 × 3	11	0	100
<i>cucullifera</i> × <i>aria</i>	3 × 2	133	0	88
<i>cucullifera</i> × <i>danubialis</i>	3 × 4	56	0	55
<i>danubialis</i> × <i>hybrida</i>	4 × 4	10	0	100
<i>hybrida</i> × <i>danubialis</i>	4 × 4	31	3	74
<i>danubialis</i> × <i>margittaiana</i>	4 × 4	19	0	89
<i>danubialis</i> × <i>sudetica</i>	4 × 4	8	0	88
<i>gemella</i> × <i>aria</i>	3 × 2	89	12	56
<i>gemella</i> × <i>danubialis</i>	3 × 4	35	20	54
<i>xtometella</i> × <i>cucullifera</i>	2 × 3	1	100	0
<i>hybrida</i> × <i>aria</i>	4 × 2	1	0	0
<i>sudetica</i> × <i>sudetica</i>	4 × 4	5	20	100



Příloha 2:

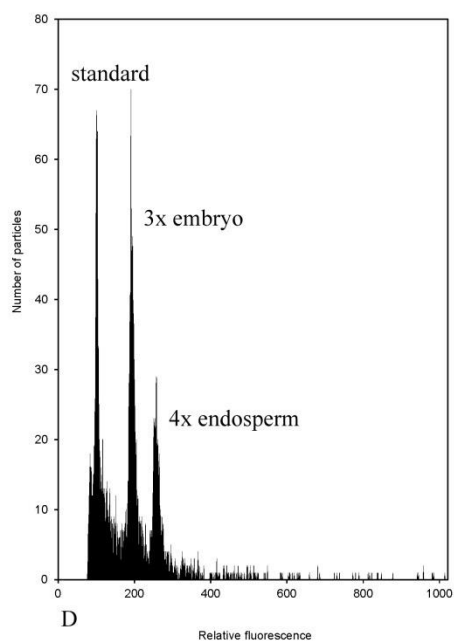
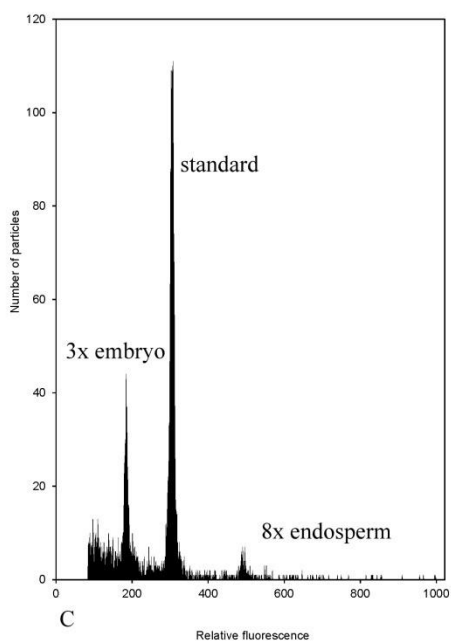
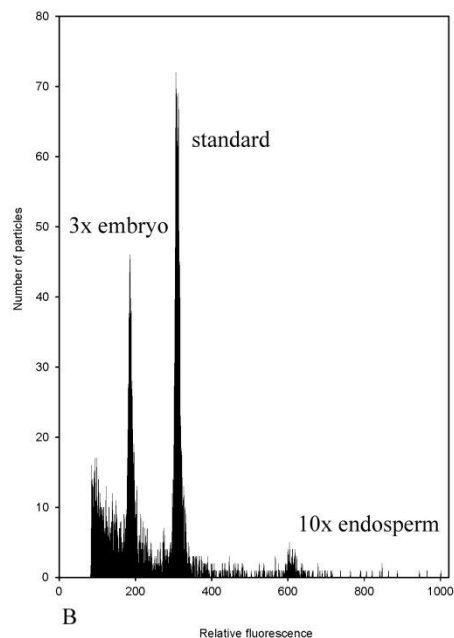
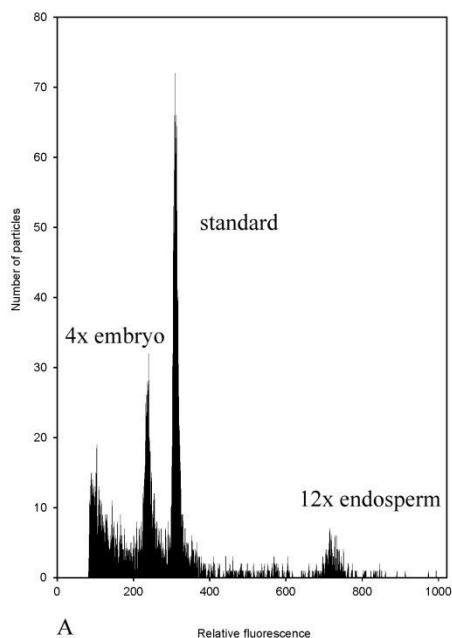
Ukázky histogramů cytometrických analýz semen. Rodičovská kombinace (matka × otec), ploidie rodičovské kombinace, typ reprodukce:

A – *S. danubialis* × *S. margittaiana*, 4×4, pseudogamie (neredukované samičí gamety ani pyl);

B – *S. bohemica* × *S. danubialis*, 3×4, pseudogamie (neredukované samičí gamety ani pyl);

C – *S. bohemica* × *S. danubialis*, 3×4, pseudogamie (neredukované samičí gamety, redukovaný pyl);

D – *S. aria* × *S. danubialis*, 2×4, sexualita (redukované samičí gamety i pyl)



Přílohy

E – *S. hybrida* × *S. danubialis*, 4×4, sexualita (neredukované samičí gamety, redukovaný pyl)

F – *S. hybrida* × *S. danubialis*, 4×4, pseudogamie (neredukované samičí gamety, redukovaný pyl);

G – *S. cucullifera* × *S. aria*, 3×2, pseudogamie (neredukované samičí gamety, redukovaný pyl);

H – *S. gemella* × *S. danubialis*, 3×4, sexualita (neredukované samičí gamety, redukovaný pyl).

